REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 39
Tome 64, nº 2, janvier 1957

UNIVERSITÉ DE LAUSANNE — LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE

Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae *(Rodentia-Muridae)*[1]

par

Robert MATTHEY

(avec 49 figures dans le texte)

SOMMAIRE

[1] Les recherches exposées dans ce travail ont été subventionnées par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

INTRODUCTION

Si, depuis 1950, j'ai poursuivi l'étude des chromosomes dans toutes les sous-familles des *Muridae* (Matthey, 1950, 51, 52, 53, 54, 55, 56), c'est chez les *Microtinae* que l'analyse est la plus avancée et les résultats suffisants pour que je puisse tenter de passer de l'analyse à la synthèse. Que ceci soit possible résulte de trois ordres de faits: 1) à part quelques remarquables exceptions *(Microtus montanus*, *M. longicaudus*, *Chilotus oregoni*, *Ellobius lutescens)*, les processus évolutifs à l'échelle cytologique sont simples et le rôle des fusions centriques semble prépondérant; dans l'ensemble, la sous-famille est homogène alors que les formules chromosomiques sont au contraire très diversifiées; 2) l'analyse taxonomique du groupe a été poussée très loin par les systématiciens, en particulier, et dès 1926, par Martin A. C. Hinton qui, dans la partie de son livre intitulée « Interrelationships of genera » témoigne d'une justesse d'appréciation que révèle le parallèle étroit que j'établirai entre ce chef-d'œuvre d'un taxonomiste et les conclusions découlant de l'analyse chromosomique; 3) alors qu'il n'y a pas, *a priori*, de raison pour que l'évolution morphologique aille de pair avec l'évolution chromosomique, il en est pourtant ainsi chez les *Microtinae*, dont l'étude, de ce point de vue, me semble devoir occuper une position unique parmi les travaux consacrés à la cytologie comparée dans ses rapports avec la phylogénie et la taxonomie.

Je présenterai ici les formules chromosomiques de quatre espèces étudiées en 1956, puis, utilisant les données antérieurement acquises, je tenterai d'esquissser ce qu'a pu être l'histoire du groupe.

Qu'il me soit permis d'exprimer ma reconnaissance à ceux qui ont accepté de me procurer du matériel d'étude: Le D[r] Peterson (Muséum d'Ontario) a consenti au sacrifice de deux ♂♂ de *Phenacomys ungava*, espèce rare dont il élève et étudie une petite colonie. Afin d'éviter les risques inhérents à l'expédition d'animaux vivants, les préparations ont été faites à Toronto même, par miss H. Gow, assistante du professeur V. Engelbert (Université de Toronto). Le D[r] A. Holm (Upsala) m'a envoyé plusieurs Lemmings. Enfin, le D[r] S. Anderson (Lawrence) m'a fait parvenir, par l'intermédiaire

de M. F. Sturgess, deux exemplaires du si intéressant *Chilotus oregoni.* Au mois de novembre 1956, le Dr Anderson m'a encore expédié une femelle de *Microtus mexicanus*: des préparations de la rate m'ont permis d'établir la formule chromosomique de cette espèce.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. *Lemmus lemmus* L.

Divisions diploïdes (fig. 1-4). — Les figures 1 et 3 sont des prométaphases spermatogoniales alors que la figure 2 se rapporte à une mitose somatique de la rate; la figure 4 est une métaphase spermatogoniale typique qui démontre le caractère acrocentrique de tous les chromosomes en même temps qu'elle permet de fixer le nombre diploïde à 50. Les figures 1 et 3 confirment ce chiffre, sans aucune ambiguïté, et, en raison d'une fissuration longitudinale bien nette, l'attachement sub-terminal des éléments. Les chromosomes forment une série continue, en allant des plus grands aux plus petits, et il n'est pas possible de distinguer les constituants **X** et **Y** du complexe sexuel.

Divisions méiotiques (fig. 5-7). Il est aisé de compter 25 bivalents et l'identification des hétérochromosomes est immédiate: tous deux manifestent une légère hétérochromatie négative, vraisemblablement due, soit à un retard dans la spiralisation, soit à l'absence de cette condensation qui caractérise les tétrades autosomiques. L'**X** mesure environ 7 μ, soit deux fois plus que l'**Y**; tous deux sont acrocentriques et correspondent à mon type **III/D** (Matthey, 1954). La disposition de ces chromosomes sexuels parle en faveur d'une liaison au niveau de leurs extrémités proximales, mais ce mécanisme d'union doit être très fragile ou très fugace: en tout cas, il ne subsiste aucun lien matériel entre l'**X** et l'**Y** dans les métaphases I que j'ai étudiées; je ne saurais dire si cela résulte du « squashing » ou bien, ce qui semble plus probable, d'une association précocement rompue. **X** et **Y** sont fissurés longitudinalement sur toute leur longueur, les chromatides n'étant unies qu'au niveau du centromère. Chez les trois espèces étudiées ici, la séparation des hétérochromosomes s'effectue à l'anaphase I.



FIG. 1-3.
Lemmus lemmus
Fig. 1 et 3: Prométaphases spermatogoniales. — Fig. 2: Prophase diploïde dans la rate
Feulgen. × 1.800.

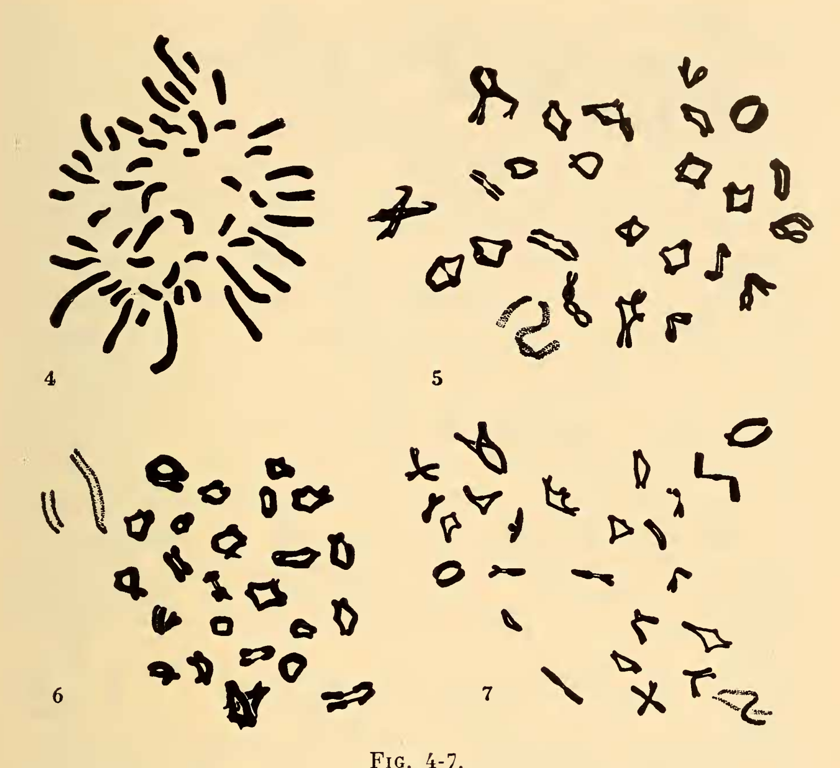


Fig. 4-7.
Lemmus lemmus
Fig. 4: Métaphase spermatogoniale. — Fig. 5-7: Métaphases I.
Feulgen. × 1.800.

2. *Phenacomys ungava* Merriam.

Divisions spermatogoniales (fig. 8-9). La figure 8 se rapporte à une prophase où les chromosomes sont répartis en deux groupes (ligne pointillée). La figure 9 correspond à une prométaphase; il est aisé, en l'absence de toute superposition, de compter 56 chromosomes, acrocentriques ou sub-acrocentriques, et de noter le déclin graduel de la taille en passant d'une paire à la suivante. L'identification de l'**Y** est exclue, celle de l'**X** douteuse: les métaphases I nous montreront qu'il doit s'agir d'un élément de grande taille à bras court relativement développé.

Divisions méiotiques (fig. 10-13). La figure 10 représente un stade précoce, la figure 12 une métaphase I. Les

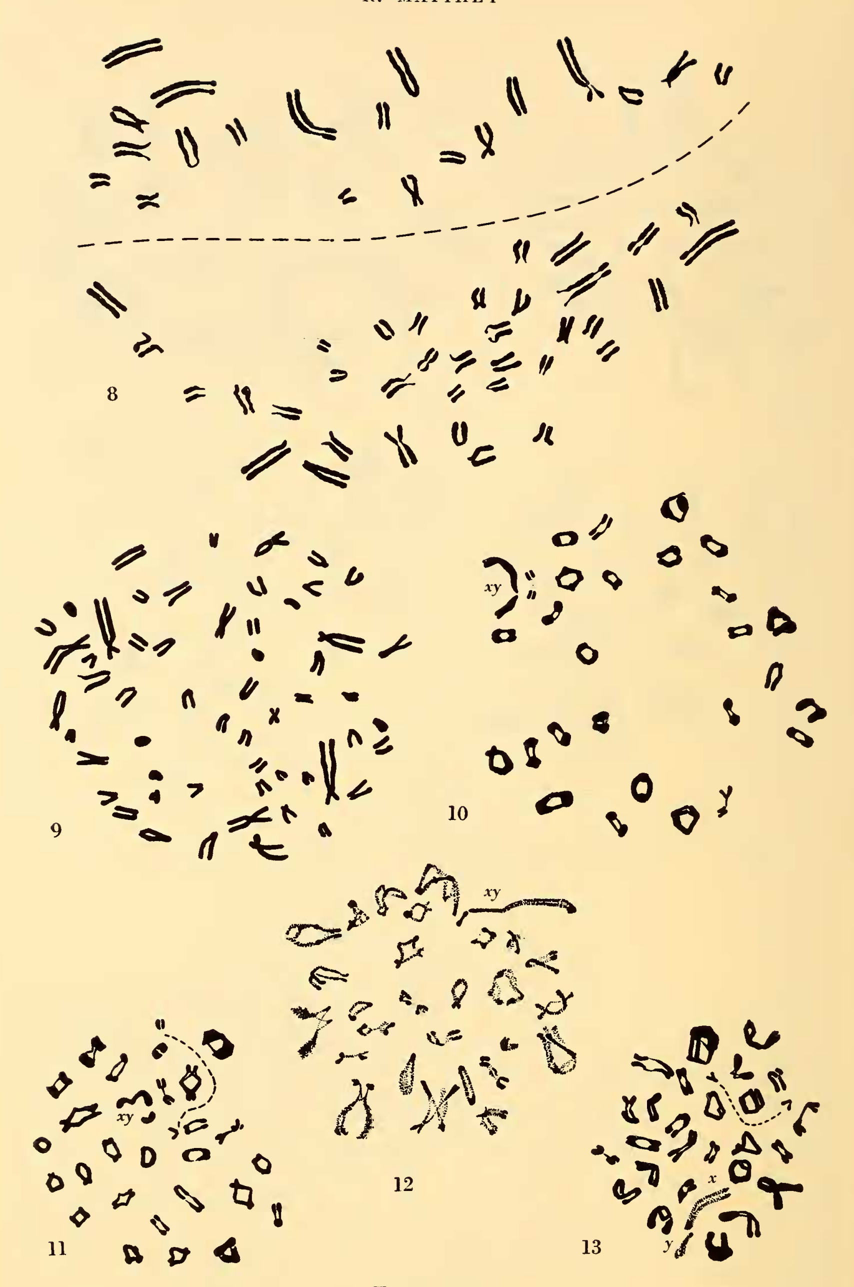


FIG. 8-13.

Phenacomys ungava.

Fig. 8 et 9: Prométaphases spermatogoniales. — Fig. 10-13: Métaphases I. Feulgen. × 1.800.

figures 11 et 13 illustrent des phases un peu plus tardives, à en juger par le comportement d'une petite tétrade déjà divisée en deux univalents. Il s'ensuit que ces deux figures montrent 29 constituants, et non 28 bivalents, comme les figures 10 et 12. Il est cependant admissible que la ségrégation d'une seule tétrade ne soit pas l'indice du début de l'anaphase mais traduise simplement la probabilité relativement grande pour qu'un chiasma ne se forme pas entre deux éléments très courts. Le complexe sexuel est de type **III/B**: l'**X** est d'aspect sub-métacentrique (rapport des bras ½); la longueur du bras court est certainement exagérée du fait que ce bras, connecté à l'**Y**, se trouve sous tension. En effet, si ce rapport ½ caractérise l'**X** de la figure 12, nous voyons que dans les figures 10 et 13 l'**X** paraît presque acrocentrique; la figure 11, par contre, nous présente l'**X** comme un **V** à branches inégales. En étudiant *Chilotus oregoni*, nous verrons combien l'aspect de l'**X** à la métaphase I doit être interprété avec prudence, si nous cherchons à localiser l'emplacement du centromère. L'**Y** est un court élément, souvent fléchi médianement.

3. *Microtus mexicanus* Saussure.

Je n'ai disposé, pour l'étude de cette espèce, que d'un seul individu, une femelle, reçue au mois de novembre. Les « squashes » de rate m'ont donné un nombre suffisant d'excellentes cinèses pour que la formule chromosomique ait pu être établie sans ambiguïté.

Divisions diploïdes (fig. 14-16). Le nombre 2**N** est égal à 44; douze chromosomes mesurant de 9 à 5 μ sont nettement plus grands que tous les autres et peuvent être caractérisés de la manière suivante: la paire *n* est formée de deux longs associés sub-métacentriques (rapport des bras, ⅓-¼). Le couple *o* tend à l'acrocentrie si nous nous en rapportons à la figure 15, alors que, dans les figures 14 et 16, ses constituants sont dotés d'un bras court très net, égal au quart environ du bras long. Les deux paires suivantes, *p* et *q*, groupent des **V** à bras presque égaux, la sub-acrocentrie réapparaissant chez les chromosomes de l'avant-dernier couple *r* (¼-$^1/_5$). Les éléments *s* sont pourvus d'un attachement médian. Les 32 chromosomes restants sont par contre tous acrocentriques. Il n'est pas possible de désigner les deux chromosomes **X**: cependant, la ressemblance de la formule chromosomique de

M. mexicanus avec celle de certains congénères de l'ancien monde nous autorise à admettre qu'ils sont à rechercher dans la catégorie des 12 macrochromosomes. D'autre part, ceux-ci ayant tous un bras court distinct, le nombre fondamental (**N.F.**) peut être évalué à 56 ou, au minimum, à 54.

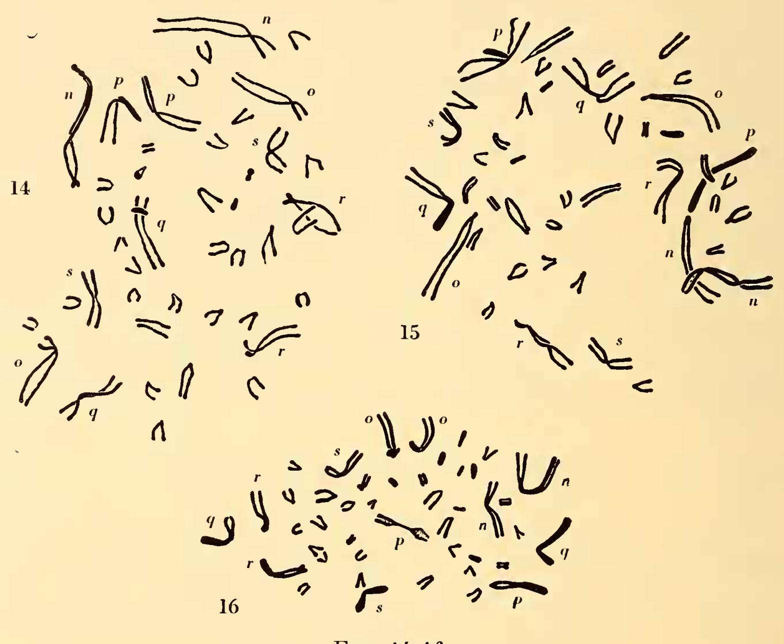


Fig. 14-16.
Microtus mexicanus.
Divisions diploïdes dans la rate de la femelle.
Feulgen. × 1.800.

4. *Chilotus oregoni* Bachman.

Alors que les modernes ont supprimé le genre *Chilotus* et versé ses représentants dans le genre *Microtus*, nous verrons qu'il y a d'excellentes raisons cytologiques de maintenir la séparation.

Divisions spermatogoniales (fig. 17-23 et 17 *c*-19 *c*). Les prométaphases et métaphases spermatogoniales nous offrent un spectacle inattendu: le nombre de chromosomes est extraordinairement bas et ce nombre est impair: 2**N** = 17. Pour analyser ce génome, recourons à la méthode des caryogrammes,

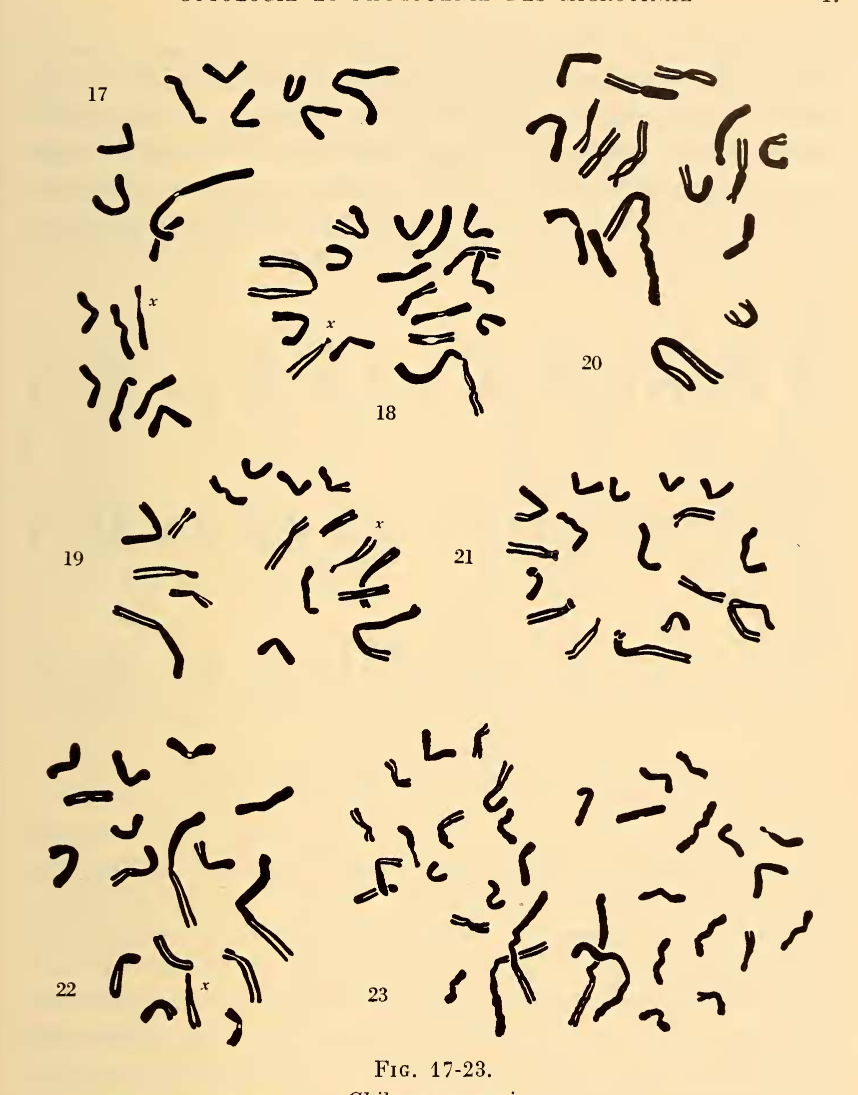


Fig. 17-23.
Chilotus oregoni.
Fig. 17-22: Prométaphases et métaphases spermatogoniales.
Fig. 23: Anaphase spermatogoniale.
Feulgen. × 1.800.

laquelle a souvent été critiquée (voir Matthey, 1949) mais demeure précieuse, surtout lorsque nous avons affaire, comme ici, à une formule simple. La figure 17 (17 *c*) est la plus claire: il existe 7 paires de **V** à branches égales ou subégales, une paire d'éléments

acrocentriques (¼ environ) et un élément lui aussi acrocentrique dont la région centromérique est étirée en un connectif assez mince (dans les autres figures, ce segment centromérique est simplement marqué d'un étranglement). Cette classification est confirmée par l'analyse des figures 18 et 19 (18 *c* et 19 *c*) et, dans une moindre mesure par celle des figures 20 à 22. Dans ces trois dernières figures, nous rencontrons quelques difficultés relatives à la position du

17 c

18 c

19 c

Fig. 17 *c*-19 *c*.
Chilotus oregoni.
La sériation des chromosomes des figures 17, 18, 19.

centromère: la figure schématique 24 montre qu'il n'est pas toujours possible de décider si tel point, où les deux chromatides se confondent, correspond bien au kinétochore ou bien à la superposition de ces deux chromatides enroulées en une spirale relationnelle lâche. On ne peut nier que, contrairement aux sériations des figures 17-19, dont le caractère objectif est incontestable, des sériations portant sur les figures 20 à 22 ne seraient pas dépourvues d'un certain arbitraire.

Nous reviendrons plus tard, à propos d'une comparaison qui s'impose, sur la nature du génome de *Chilotus*.

La figure 23 montre une anaphase immédiatement reconnaissable comme telle à la symétrie des quatre plus grands **V** disposés en deux groupes de deux. J'ai représenté cette figure dont la valeur est celle d'une mise en garde: il est fréquent que l'analyse des «squashes» montre des mitoses apparemment tétraploïdes: je suis

arrivé à la conviction qu'il s'agit le plus généralement d'anaphases dont les deux couronnes chromosomiques au lieu d'être juxtaposées (ce qui donne un contour en forme de **8** immédiatement reconnaissable) s'arrangent en une aire circulaire si régulière que l'illusion d'une métaphase tétraploïde en devient parfaite. Il s'agit là d'un artifice dû au gonflement osmotique provoqué par le prétraitement à l'eau et peut-être aussi par l'écrasement des cellules.

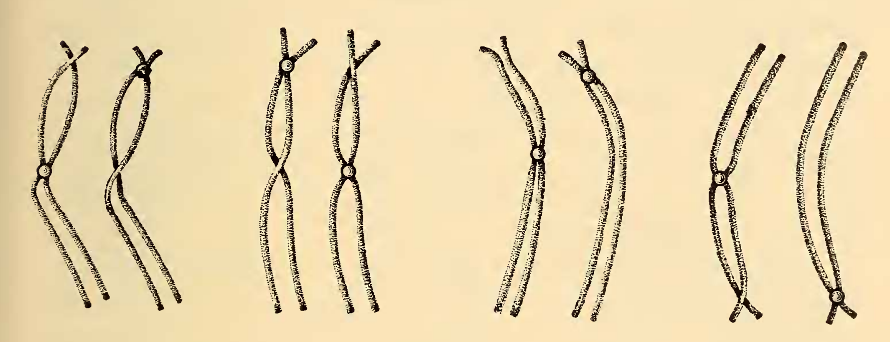


Fig. 24.

Dessins semi-schématiques démontrant la difficulté que présente souvent la localisation du centromère en raison d'une confusion possible avec un chevauchement des chromomatides.

Chromosome X. — Nous avons identifié l'un des trois acrocentriques comme représentant l'hétérochromosome: dans les cas favorables, l'**X** se distingue des deux autosomes de même configuration générale par la brièveté et l'étroitesse de son bras court et par l'étranglement ou l'étirement prononcé de la région centromérique.

Divisions méiotiques (fig. 25-40). A la fin de la pachyténie (fig. 25), l'**X** se présente sous une forme tout à fait caractéristique, rappelant alors beaucoup ce que j'ai décrit chez *Microtus agrestis* (1950). Le chromosome a la configuration générale d'un point d'interrogation (?): le point inférieur répond à l'extrémité proximale, soit au bras court très effilé; la solution de continuité du signe typographique situe le centromère cytologiquement constituée de deux filaments parallèles ténus; la crosse elle-même est épaisse, d'aspect spongieux, soit que le corps du chromosome soit fortement gonflé, soit qu'il soit noyé dans une sorte de matrix. La plicature de ce bras long pourrait en imposer pour un centromère et laisser croire que l'hétérochromosome a la forme d'un **V**

à branches inégales, alors qu'il est certain que le centromère est contenu dans le bras court très mince qui semble se dégager, émerger, d'une gangue visqueuse enfermant le bras long courbé sur lui-même. A la diploténie tardive (fig. 26), le chromosome **X** est très condensé par rapport aux bivalents autosomiques et plus colorable que ceux-ci. Les figures 27 et 28 montrent, côte à côte, deux stades identiques dont je ferai des diacinèses avancées: bien qu'il s'agisse évidemment de deux cytes ayant évolué synchroniquement, on remarquera que la terminalisation des chiasmas de la plus grande tétrade est achevée dans la plaque du haut, fortement retardée dans celle du bas. L'**X**, encore que toute trace du gonflement antérieur ait disparu et que l'on ne puisse plus observer de gangue matricielle, conserve la courbure en **?** de la diploténie, ce qui lui donne, la région centromérique n'étant ici pas distincte, l'aspect d'un métacentrique.

Les figures 29-33 illustrent la métaphase I avec ses huit bivalents et l'hétérochromosome unique: l'évolution de ce dernier est intéressante à suivre; dans la figure 29, l'aspect est le même qu'à la pachyténie, la région centromérique effilée précédée du bras court pointant d'une portion massive plicaturée dessinant un angle aigu; entre les deux branches de cet angle, se retrouve encore les restes d'une substance amorphe riche en **DNA.** La figure 32 répond à la même description tandis que les figures 30, 31 et 33 révèlent un **X** de calibre devenu régulier, le centromère étant bien visible, sous la forme d'un double chromomère, dans les figures 31 et 33. A l'anaphase (fig. 34), l'**X** passe tout entier à l'un des pôles, observation confirmée par l'étude des métaphases II où l'on compte, la fréquence des deux types étant égale, tantôt 9 (fig. 35-37), tantôt 8 éléments (fig. 38-40). Ce comportement nous ferait conclure sans hésiter à l'existence d'une digamétie mâle **X-O**, n'était le cas d'*Ellobius lutescens* (Matthey, 1953 *a*, 1954) qui, avec le même nombre de chromosomes que *Chilotus*, relève cependant d'un schéma de détermination sexuelle encore incompris, puisque ce nombre de 17 caractérise le mâle aussi bien que la femelle. Je suis cependant enclin à admettre — tout en réservant mon jugement définitif jusqu'au moment où j'aurai l'occasion d'analyser les cinèses de *Chilotus* ♀ — que ce dernier rongeur est effectivement du type **X-O**, **X-X.** En effet, alors que les deux catégories de métaphases II sont également représentées dans mes préparations, il



Fig. 25-40.

Chilotus oregoni.

Fig. 25: Pachyténie tardive. — Fig. 26: Diploténie tardive. — Fig. 27 et 28: Diacinèses avancées. — Fig. 29-33: Métaphases I. — Fig. 34: Anaphase I. — Fig. 35-40: Métaphases II: avec l'**X** (fig. 35-37) et sans l'**X** (fig. 38-40). Feulgen. × 1.800.

n'en est pas de même chez *Elliobus* où des métaphases II à huit chromosomes n'ont pas été identifiées avec certitude. Avant de procéder à une comparaison méthodique de ces deux *Microtinae*, je présenterai encore quelques données supplémentaires sur les divisions diploïdes d'*Ellobius* femelle.

5. *Ellobius lutescens* Thomas.

Dans mes travaux antérieurs (1953 *a*, 1954), j'ai montré que les cinèses de la moëlle osseuse chez la femelle renfermaient le

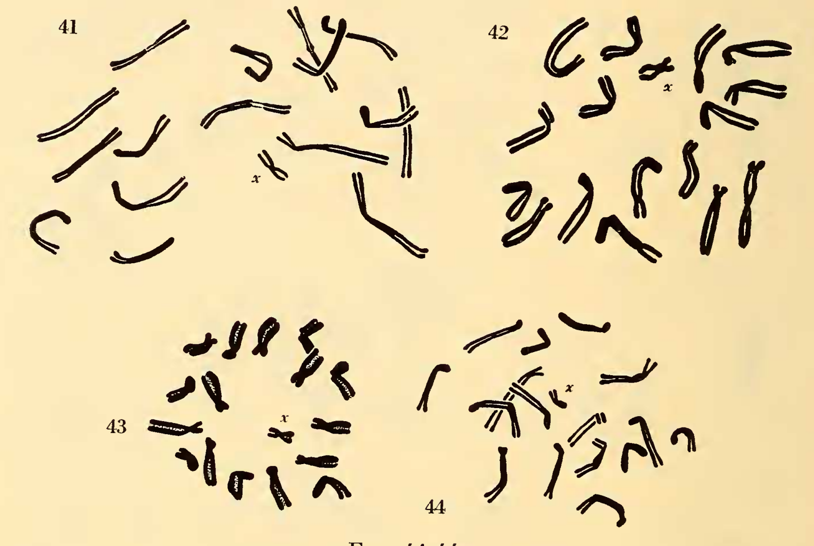


Fig. 41-44.
Ellobius lutescens.
Divisions diploïdes dans l'ovaire de la femelle (mitose des cellules folliculaires). Feulgen. × 1.800.

même nombre impair de chromosomes, dix-sept, que les cellules germinales du mâle et j'hésitais à généraliser cette observation ne portant que sur une catégorie de cellules somatiques: « Les cinèses femelles ont été observées dans la lignée myéloblastique seulement. Celle-ci serait-elle caractérisée par l'élimination d'un chromosome **X** ? La supposition, lourde de signification si elle était vérifiée, est hautement improbable mais ne peut être écartée *a priori.* » Les figures 41-44 ont été obtenues dans des « squashes » d'ovaire et

se rapportent vraisemblablement à des cellules folliculaires. Il est aisé de constater que le nombre 17 est également caractéristique de ces cellules et l'identité des formules chromosomiques mâle et femelle en devient d'autant plus certaine que j'ai pu procéder à quelques numérations dans des ovocytes I lesquels montraient clairement huit bivalents et un univalent.

COMPARAISON ENTRE LES GÉNOMES D'*ELLOBIUS LUTESCENS* ET DE *CHILOTUS OREGONI*

Je rappelle brièvement les éléments du problème ellobien dont la solution est encore pendante: *a*) la formule chromosomique, commune aux deux sexes, est remarquable par le très petit nombre de chromosomes et le caractère impair de ce nombre; *b*) ceci implique un mode singulier de détermination sexuelle, la *sex-ratio* étant par ailleurs normale; *c*) en toutes saisons, les mâles sont microrchides: la spermatogénèse se déroule régulièrement jusqu'à la métaphase I; les anaphases I et les métaphases II sont très rares, les métaphases II observées étant dotées de 9 chromosomes; les stades ultérieurs manquent.

La ressemblance entre formules chromosomiques d'*Ellobius* et de *Chilotus* est si grande qu'une comparaison précise s'imposait. Voici quels sont les éléments à partir desquels j'ai confectionné la figure 45. Pour chaque espèce, j'ai choisi les dessins, eux-mêmes obtenus par agrandissement au triple de microphotographies, se rapportant aux cinèses les plus claires que j'avais étudiées et j'ai projeté ces dessins de manière à amener le grossissement à 16.200 (microphotos: négatif × 600; positif × 1.800; dessin × 3.600; projection × 16.200). Il est alors facile de mesurer avec précision chaque chromosome et d'établir la longueur du bras court et du bras long. Voici les résultats de ces mesures:

Ellobius	Longueur totale [1]	Σ bras courts	Σ bras longs
Division spermatogoniale .	1.375	357	1.018
Mitose moëlle osseuse . . .	1.860	460	1.420
Mitose moëlle osseuse . . .	2.827	697	2.130

[1] Ces chiffres sont donnés en millimètres; pour obtenir les valeurs réelles en microns, il faut les diviser par 16.200.

Ellobius : J'ai utilisé une cinèse spermatogoniale et deux cinèses de la moëlle osseuse; ces dernières étant plus grandes et dotées de chromosomes plus longs, il était nécessaire de s'assurer qu'elles pouvaient être valablement comparées aux divisions spermatogoniales.

Le rapport $\frac{\Sigma \text{ bras courts}}{\Sigma \text{ bras longs}}$ est donc très constant: $\frac{35}{100}$, $\frac{\sim 32}{100}$, $\frac{\sim 35}{100}$, ce qui nous montre que les proportions relatives restent les mêmes dans divers types de divisions, alors même que les cellules de diverses lignées et leurs constituants peuvent varier en grandeurs absolues.

Chilotus	Longueur totale	Σ bras courts	Σ bras courts
Division spermatogoniale .	1.205	490	715
Id. .	1.359	563	796
Id. .	1.409	609	800

Ici encore, le rapport $\frac{\Sigma \text{ bras courts}}{\Sigma \text{ bras longs}}$ ne varie que dans de faibles limites, soit environ, $\frac{68}{100}$, $\frac{70}{100}$ et $\frac{75}{100}$.

D'autre part, la longueur totale des chromosomes, dans les figures spermatogoniales les mieux étalées, atteint, pour les deux espèces, 85 $\pm$ 1 μ. J'ai montré ailleurs (1954) que cette longueur ne dépendait pas du nombre de chromosomes, mais demeurait la même chez des *Microtus* à 30 et à 56 chromosomes. Les éléments chromatiques des deux genres considérés ici doivent donc renfermer le même nombre de gènes que ceux des autres *Microtinae*, mais les groupes de « linkage » seront beaucoup plus étendus, à moins que la distribution en un petit nombre de chromosomes ne soit compensée par des « crossing-over » multiples.

Notre figure 45, où les proportions relatives sont rigoureusement observées, illustre alors d'une manière très expressive le principe de l'évolution homologue formulé par White (1945). Chez *Chilotus*, la tendance à la métacentrie intéresse sept paires d'autosomes sur huit, la paire **C** et le chromosome **X** étant seuls acrocentriques. Chez *Ellobius*, sept paires sur huit tendent à l'acrocentrie, la huitième paire et l'hétérochromosome étant par contre en forme de **V**.

Il s'ensuit que nous n'avons d'homologie morphologique que pour les couples **C** et **H.**

Il n'est certes pas possible d'exclure totalement l'hypothèse d'une évolution parallèle chez *Chilotus* et *Ellobius.* Cependant, cette idée me semble doublement invraisemblable: le mode de détermination du sexe chez *Ellobius*, quel que soit son mécanisme

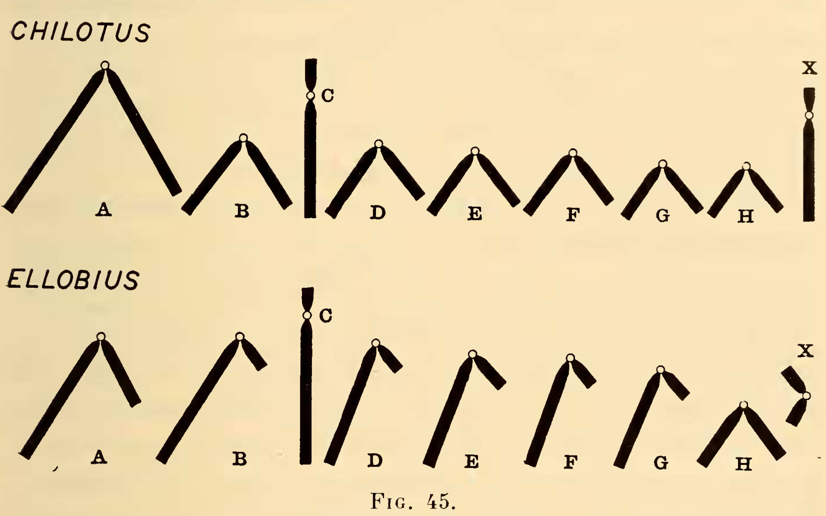


Fig. 45.
Chilotus et *Ellobius.*
Comparaison des génomes des deux genres. L'homologie morphologique ne porte que sur les éléments **C** et **H.**

précis, ne peut être considéré que comme secondairement acquis, puisque le schéma **X-Y** est de règle chez les Mammifères. Or, *Chilotus* nous présente le même nombre inusité de chromosomes, le caractère impair de ce nombre dix-sept impliquant un type de détermination sexuelle dérivé. Il est probable qu'il relève d'une digamétie **X-O**; si tel est bien le cas (ce que l'analyse des femelles permettra de dire), *Chilotus* est un intermédiaire idéal entre le type général **X-Y** et le mode aberrant d'*Ellobius.* Si par contre *Chilotus* montrait 17 chromosomes dans les deux sexes, ce fait serait l'indice d'une proche parenté entre les deux genres. En tout état de cause, *Chilotus* joue le rôle d'un « missing-link » entre *Ellobii* et *Microti.*

LA SYSTÉMATIQUE DES MICROTINAE

Nous suivrons ici les idées de Hinton (1926) auxquelles les modernes n'ont pas apporté de modifications importantes: c'est ainsi qu'Ellerman (1941), suivant d'ailleurs une suggestion de Hinton lui-même, incorpore les *Brachytarsomys* à la sous-famille; d'autre part, il supprime le genre *Chilotus* dont il assimile les espèces au genre *Microtus* et il donne un statut générique aux *Blanfordimys.* Comme on le voit, le travail de Hinton, que je vais chercher à résumer brièvement, est demeuré classique.

Les *Microtinae* sont à dériver d'une souche murine exploitant une nourriture plus grossière (mousses, herbes, écorces, racines) que leurs ancêtres, ce changement de régime leur ayant ouvert la vaste « niche écologique » de toute la zone holarctique. L'adaptation générale est orientée vers la vie fouisseuse, plus rarement amphibie, et entraîne des modifications de divers organes, des dents et du tractus digestif en particulier. Si, sur quelques points, les *Microtinae* se situent à un niveau inférieur à celui des *Murinae*, ils constituent par l'ensemble de leurs caractères une sous-famille hautement spécialisée. Hinton ne doute pas que les *Lemmi* ne soient les plus archaïques, dont les genres, par ordre de spécialisation croissante, sont à disposer selon la série *Dicrostonyx*, *Synaptomys*, *Myopus*, *Lemmus.*

Le rameau des *Microti* compte un certain nombre de genres primitifs que l'on peut classer avec leurs dérivés en trois groupes:

1) le complexe *Evotomys*, avec les genres *Evotomys* (= *Clethrionomys)*, *Anteliomys*, *Aschizomys*, *Eothenomys*, *Alticola*, ce dernier étant à l'origine des *Hyperacrius*, fouisseurs spécialisés;

2) le genre *Phenacomys* semble avoir donné quatre rameaux; le plus grêle aboutit aux *Orthriomys* et *Herpetomys*, formes montagnardes de l'Amérique centrale; un second conduit aux *Ondatra* et *Neofiber* adaptés à la vie aquatique; enfin, beaucoup plus important, le troisième phylum se clive en deux branches, l'une conduisant aux *Pitymys* et genres affines *(Neodon*, *Tyrrhenicola)*, l'autre aux *Microtus* et à leurs alliés, soit les *Proedromys* encore archaïques, les *Pedomys*, intermédiaires à plusieurs points de vue entre les

Pitymys et les *Microtus*, enfin les genres plus fouisseurs, *Lasiopodomys* et *Chilotus ;*

3) le troisième groupe dérive des *Dolomys*, très primitifs mais cependant un peu plus spécialisés que les chefs de file des complexes précédents *(Evotomys* et *Phenacomys).* On peut dériver des *Dolomys* les *Apistomys*, puis les *Mimomys* prolongés par nos *Arvicola* dont plusieurs formes tendent à l'existence amphibie.

Restent alors deux genres dont les représentants unissent des traits archaïques à une spécialisation fouisseuse extrême et dont l'appartenance à une souche unique est probable, encore que, pour creuser, les *Prometheomys* utilisent leurs pattes antérieures et les *Ellobius* leurs dents. Ces deux genres, d'affinités mystérieuses pour le taxonomiste, légitiment la création d'une troisième coupure: aux *Lemmi* et aux *Microti*, nous ajouterons les *Ellobii* (soit la tribu des *Ellobiini* de Simpson, 1945).

Pour donner une idée de l'importance des divers genres, je citerai ces chiffres que je tire de l'ouvrage d'Ellerman (1941): sur 229 espèces de *Microtinae*, il y a 31 *Clethrionomys*, 17 *Alticola*, 32 *Pitymys* et 92 *Microtus*. Des trente et un genre énumérés (trois étant fossiles), quatre renferment donc 172 espèces, soit le 75%.

Retenons de cette courte analyse d'un système taxonomique un certain nombre de données et de problèmes que nous pouvons aborder sous l'angle de la cytologie chromosomique: 1) la séparation des *Lemmi* et des *Microti*; 2) la position archaïque des trois genres *Clethrionomys*, *Phenacomys*, *Dolomys*, souches présumées des *Microti*; 3) les rapports des *Ellobii* avec les autres *Microtinae*; 4) diverses questions touchant les rapports intergénériques et l'évolution au sein des genres riches en espèces.

CYTOLOGIE, TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES MICROTINAE

Voici un tableau des formules chromosomiques actuellement connues chez les *Microtinae*. Les données qui ne sont pas accompagnées d'une référence ont été publiées par moi-même. Lorsque j'ai pu vérifier les résultats d'un autre auteur, je l'indique également.

Espèces	2N	N. F. ~	Références
Lemmi			
Dicrostonyx groenlandicus . . .	44	48	
Lemmus lemmus	50	50	
Microti			
Arvicola amphibus amphibius .	36	62	Muldal, 1950, Matthey, 1955
A. sapidus	40	62	
A. scherman	36	62	
A. terrestris (2 *ssp.*)	36	62	
Chilotus oregoni	17	<34	
Clethrionomys gapperi	56	56	
C. glareolus	56	56	
C. rutilus	56	56	Makino, 1949
Dolomys bogdanovi	56	56	
Eothenomys melanogaster	56	56	Tateishi, 1937
Microtus agrestis	50	52	
M. arvalis	46	58	
M. californicus	54	56	
M. guentheri	54	56	
M. incertus	46	58	
M. irani	54	54	
M. kikuchii	30	58	Makino, 1950
M. longicaudus	56	80	
M. mexicanus	44	56	
M. montanus	24	46	
M. montebelli	31	54	Oguma, 1937
M. nivalis	56	58	
M. orcadensis	46	58	
M. pennsylvanicus	46	52	
M. ratticeps (= *oeconomus*) . .	30	58	Makino, 1950, Matthey, 1954
M. socialis	62	62	
M. townsendii	50	?	Cross, 1931
Ondatra zibethica	54	56	Makino, 1953, Matthey, 1954
Pedomys ochrogaster (2 *ssp.*) . .	54	56	
Phenacomys ungava	56	58	
Pitymys duodecimcostatus . . .	62	62	
P. fatioi	48	54	
P. multiplex	48	54	
P. pinetorum	62	62	
P. subterraneus	54	58	
Ellobii			
Ellobius lutescens	17	<34	

Cet « échantillon » de 38 espèces correspond donc à un sixième des espèces décrites, et 13 genres sur 28 ont fait l'objet d'investigations cytologiques. Bien que ces chiffres soient encore bien insuffi-

sants, les documents nous permettent déjà de tracer les linéaments d'une première tentative de synthèse.

A. Lemmi et Microti.

Bien que Kretzoï (1955) ait récemment proposé de distraire les *Dicrostonyx* du groupe de Lemmings, la plupart des systématiciens maintiennent que ce genre renferme les membres les plus primitifs de cette tribu. L'analyse de *Lemmus lemmus* est plutôt favorable à ce point de vue: en consultant la liste précédente, on constate qu'il n'y a que deux *Microti*, sur 35, dont le **N.F.** soit inférieur à 52. Or, chez les deux espèces de Lemmings étudiées, le **N.F.** est égal à 48 et à 50. D'autre part, nous verrons que les nombres diploïdes 54 et 56 caractérisent tous les *Microti* primitifs; les deux genres de *Lemmi* sont caractérisés par des valeurs inférieures (44 et 50) toutes proches de leurs nombres fondamentaux, eux-mêmes inférieurs à ceux de la grande majorité des *Microti.* Et ceci rapproche les *Lemmi* des *Murinae;* en effet, si nous calculons la moyenne des nombres diploïdes dans les diverses sous-familles des *Muridae*, nous obtenons les valeurs suivantes:

Murinae	(33 espèces)	moyenne	= 43,9
Cricetinae	(19 espèces)	»	= 42,9
Gerbillinae	(25 espèces)	»	= 49,9
Microtinae	(38 espèces)	»	= 46,6

A ces 115 espèces, ajoutons les données relatives à la sous-famille des *Steatomyinae* (une espèce à 68 chromosomes) et à celle des *Tachyoryctinae* (une espèce à 48 chromosomes) et nous arrivons à la moyenne générale pour 117 espèces de *Muridae*, soit 47,03. Remarquons que les moyennes obtenues pour les *Cricetinae* et les *Microtinae* sont abaissées, dans le premier cas par les formules vraiment aberrantes des *Cricetus* et *Cricetulus* (**2N** = 22), dans le second par celles d'*Ellobius* et de *Chilotus* (**2N** = 17). Il y a là des fluctuations d'échantillons qui, le nombre de données étant restreint, peuvent jouer un rôle assez important. En dépit de ces réserves, il n'est pas interdit de supposer que les *Lemmi* sont plus proches de la souche primitive que les *Microti*, mais nous devons reconnaître que cette hypothèse ne sera jamais assurée du point de vue statistique, car l'échantillon *Lemmi* renfermera au maximum quatre don-

nées, soit le nombre des genres de la tribu. Si toutefois l'analyse de *Synaptomys* et de *Myopus* nous livrait une confirmation supplémentaire, l'hypothèse, en parfait accord avec la taxonomie classique, pourrait être considérée comme vraisemblable.

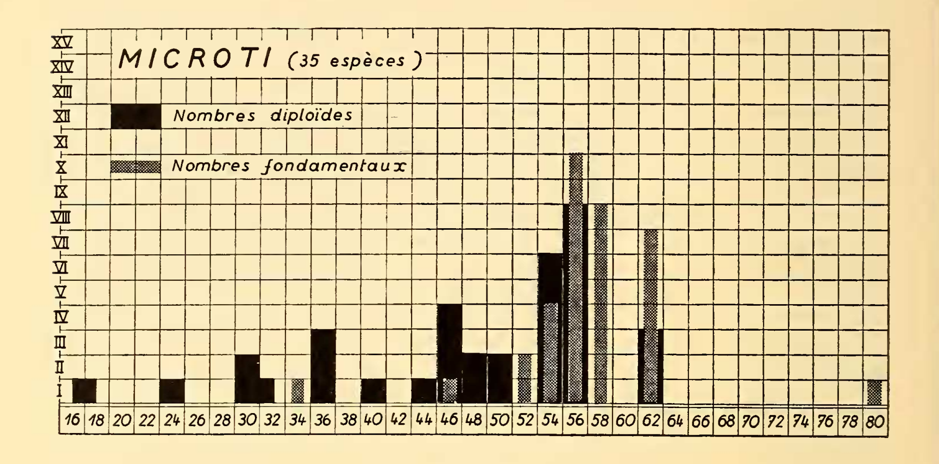


Fig. 46.
Nombres diploïdes et nombres fondamentaux **(N.F.)** chez 35 espèces de *Microti.*

B. La formule chromosomique primitive des Microti.

La figure 46 montre que, sur 35 espèces de *Microti*, 31 ont des **N.F.** compris entre 52 et 62 et 22 entre 54 et 58: ces valeurs peuvent être qualifiées de modales. Il est alors remarquable de constater que les genres reconnus comme primitifs par Hinton entrent tous dans l'éventail étroit de ces valeurs modales et présentent en même temps un nombre diploïde égal ou très voisin, l'équipement chromosomique étant donc constitué par des éléments acrocentriques. Si nous exprimons par une fraction $\frac{\mathbf{2N}}{\mathbf{N.F.}}$ la formule chromosomique de ces genres archaïques, nous obtenons: *Clethrionomys*, $\frac{56}{56}$; *Phenacomys*, $\frac{56}{58}$; *Dolomys*, $\frac{56}{56}$. Et d'autres genres, qualifiés également de peu évolués, complètent le tableau: *Eothenomys*, $\frac{56}{56}$; *Ondatre*, $\frac{54}{56}$. Chez les *Pedomys* qui se placent à la bifurcation des rameaux

Pitymys et *Microtus*, c'est encore le rapport $\frac{54}{56}$ qui apparaît. Il faut noter que l'écart entre nombres diploïdes et fondamentaux ne dépend que de la morphologie des chromosomes **X** lesquels sont tantôt acrocentriques, tantôt métacentriques (les **N.F.** que je donne se rapportent toujours au sexe femelle, donc à des cellules à 2**X**). J'ai fait remarquer (1954) « ... que la configuration hétérochromosomique n'a pas grande signification taxonomique » et il ne faut pas non plus oublier que le type d'attachement des chromosomes sexuels est souvent très difficile à déterminer *(vide supra, Chilotus)*. En ce qui concerne les autosomes, l'identité numérique et morphologique est frappante et, dans ce cas, renonçant à la réserve prudente de White (1945), nous pouvons parler d'un nombre primitif et non plus seulement d'un nombre modal. Il y a donc un accord parfait entre les résultats issus de l'analyse morphologique et ceux mis en évidence par la cytologie, ce qui implique que dans les genres archaïques survivants il y a eu parallélisme étroit entre évolution morphologique et évolution chromosomique, les deux processus étant également ralentis ou inhibés.

C. Le role et la direction des fusions centriques.

Nous pouvons aller plus loin; il est souvent difficile de savoir si les processus robertsoniens se déroulent dans une direction plutôt que dans une autre, si la transformation schématique 2 **I** → 1 **V** est plus fréquente que son inverse où 1 **V** → 2 **I**. Il est vrai que cette deuxième éventualité postule un gain de centromère et apparaît donc *a priori* comme moins probable. Cependant, la question du centromère dans les chromosomes métacentriques n'est pas suffisamment claire pour que cet argument puisse peser d'un poids très lourd.

Chez les *Microtinae*, il est maintenant évident que l'évolution s'est faite dans le sens 2 **I** → 1 **V**. Laissons de côté, pour l'instant, les cas exceptionnels, soit ceux de *Chilotus oregoni*, *Microtus longicaudus*, *M. montanus* et *Ellobius lutescens* qui seront discutés plus bas. Il nous reste alors 32 espèces dont les nombres diploïdes vont de 30 à 62 et les **N.F.** de 52 à 62. Nous avons fixé les valeurs modales de ces nombres à $\frac{54—58}{54—58}$; nous remarquons donc que, dans un petit nombre de cas, il y a eu augmentation des nombres diploïdes

et fondamentaux. C'est alors le chiffre 62 qui apparaît et dans des genres où une valeur modale existe également: *Microtus socialis* (2**N** = 62) *versus M. irani* (2**N** = 54); *Pitymys duodecimcostatus* et *P. pinetorum* (2**N** = 62) *versus P. subterraneus* (2**N** = 54). Rappelons que dans le cas *socialis-irani* il s'agit de deux formes si voisines que les taxonomistes ne peuvent les distinguer (Matthey, 1954). Il y a donc eu passage d'une formule modale à une formule comportant des valeurs plus élevées, selon un mécanisme de « fragmentation » qui nous est inconnu mais qui pourrait se fonder sur des inversions péricentriques: Formule primitive: 2**N** = 54; par inversion péricentrique, portant sur quatre paires: 2**N** = 46 **I** + 8 **V**; et, après dislocation robertsonienne des métacentriques: 46 **I** + 16 **I** = 62.

Avec le genre *Arvicola*, nous rencontrons un cas un peu différent: le nombre 2**N** est bas, 36 ou 40, le **N.F.** élevé, 60 ou 62, plus probablement (Matthey, 1955). Douze paires, peut-être treize, sont formées de plus grands chromosomes certainement issus de fusions centriques: **N.F.** = 26 (24) **V** + 10 (12) **I** = 62 (60).

Les autres espèces de *Microtinae* sont reliées entre elles par des relations robertsoniennes typiques: aux nombres diploïdes 30 (2 espèces), 32 (1 espèce), 44 (1 espèce), 46 (4 espèces), 48 (2 espèces), 50 (1 espèce), 54 (6 espèces), 56 (8 espèces), correspondent les **N.F.** de 58, 54, 56, 52 et 58, 54, 52, 54 et 56, 56 et 58. C'est dire la constance relative du nombre de « bras », les grands **V** apparaissant d'autant plus nombreux que le nombre diploïde est plus bas.

Ainsi l'évolution chromosomique de 25 espèces (sur les 35 de notre échantillon) peut s'expliquer sans faire appel à d'autres notions qu'à celle de fusion centrique.

D. Les cas exceptionnels.

I. *Microtus longicaudus et M. montanus.*

J'ai donné (1955) une description de la constitution chromosomique de *M. longicaudus* et attiré l'attention sur le caractère singulier de celle-ci: le nombre 2**N** est franchement modal, soit 56; mais le **N.F.** est beaucoup plus grand: les chromosomes sont relativement petits (les plus longs mesurent 5 μ dans les prométaphases, 2-3 μ dans les métaphases spermatogoniales) et plus de la moitié

d'entre eux sont méta- ou sub-métacentriques. Le **N.F.** est donc égal à 80 au minimum.

J'ai montré en 1953 et dans le présent travail (*vide* page 54) que la longueur totale des chromosomes d'*Ellobius* et de *Chilotus* (2**N** = 17) était de 85 ± 1 μ, soit approximativement égale à celle (88 μ) de *Clethrionomys glareolus* (2**N** = 56) et de *Microtus oeconomus* (2**N** = 30; 88 μ). Chez *M. longicaudus*, cette longueur demeure

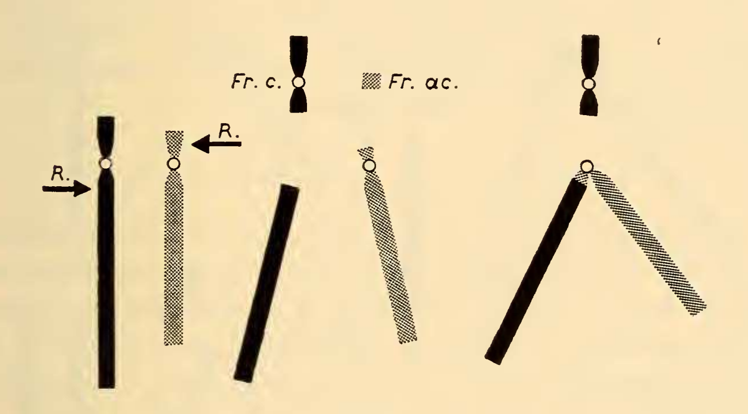


Fig. 47.
Le mécanisme de formation des **V** par translocation mutuelle.
Fr. c. = Fragment centrique. — *Fr. ac.* = Fragment acentrique.
R. = Rupture.

constante (84 μ), comme d'ailleurs chez *Microtus montanus* (89 μ) dont nous parlerons tout à l'heure.

Il est donc certain qu'en moyenne un chromosome métacentrique de *M. longicaudus* équivaut à un chromosome acrocentrique de *Clethrionomys* ou de tout autre Campagnol à 56 chromosomes. Nous devons en conclure que le mécanisme responsable de la formation des **V** n'est plus la fusion centrique, mais l'inversion péricentrique transposant le centromère d'une extrémité vers la région médiane du chromosome. Que ce mécanisme soit rare résulte bien du fait qu'un seul de nos 38 *Microtinae* le manifeste.

Microtus montanus (Matthey, 1954) a 24 chromosomes, soit 22 autosomes métacentriques et 2 hétérochromosomes, **X** et **Y**, acrocentriques et de taille relativement très petite. La longueur totale étant la même que chez les autres Campagnols, le **N. F.** n'est cependant que de 46. La seule explication en accord avec les

données actuelles (fig. 47) est celle-ci: chaque grand **V** résulte d'une translocation réciproque entre deux chromosomes acrocentriques, ce qui donne précisément un métacentrique, un fragment centrique et un fragment acentrique; ce dernier étant immédiatement éliminé, puisque dépourvu de centromère, le fragment centrique persiste dans le cas général, ce qu'atteste la constance du **N. F.** Nous devons admettre, dans le cas de *M. montanus*, que la rupture située dans le bras long de chromosomes eux-mêmes extrêmement acrocentriques s'est produite si près du centromère que le dit fragment, réduit à l'état d'un kinétochore isolé, aura pu disparaître sans qu'il y ait perturbation de l'équilibre génétique.

II. *Chilotus oregoni et Ellobius lutescens*

Nous avons jusqu'ici relevé les processus évolutifs suivants de la formule chromosomique chez les *Microtinae*: *a*) des fusions centriques, dont le rôle est primordial et la fréquence très élevée; *b*) des inversions péricentriques apparaissant très rarement (1 cas sur 36 espèces de *Lemmi* et de *Microti*). Nous pouvons essayer, en combinant ces deux mécanismes, de nous faire une idée du mécanisme qui, dans deux cas, a abaissé le nombre diploïde à 17. Maintenant que l'analyse de la formule chromosomique de *Microtus oregoni* nous a prouvé qu'une telle formule avait nécessairement dérivé d'une constitution primitive de type *Clethrionomys-Phenacomys-Dolomys* (2**N** = 56 acrocentriques) et que cette analyse nous permet de rattacher étroitement *Ellobius lutescens* aux *Microti*, nous devons alors tenter une reconstitution schématique qui puisse nous conduire des conditions primitives et modales à celles que nous offrent les deux espèces en question. Notre point de départ, c'est que chaque chromosome de nos deux espèces à 2**N** = 17 correspond approximativement à quatre éléments acrocentriques des *Microtinae* à formule primitive.

La figure 48 nous montre alors quatre acrocentriques non homologues formant deux **V** par fusions centriques.

Recourant ensuite à l'explication qui nous a été imposée par l'analyse du génome de *M. longicaudus*, nous faisons appel à des inversions péricentriques qui transformeront les éléments métacentriques néoformés en chromosomes acrocentriques. Une nouvelle fusion centrique intervenant, nous aboutissons à un grand **V**

constitué par la quasi-totalité des quatre chromosomes primitifs, amputés de trois fragments centriques et de trois fragments acentriques de dimensions négligeables. En généralisant ce processus, ce qui est conforme au principe de White, nous arriverons à 14 chromosomes métacentriques et à 42 fragments centriques.

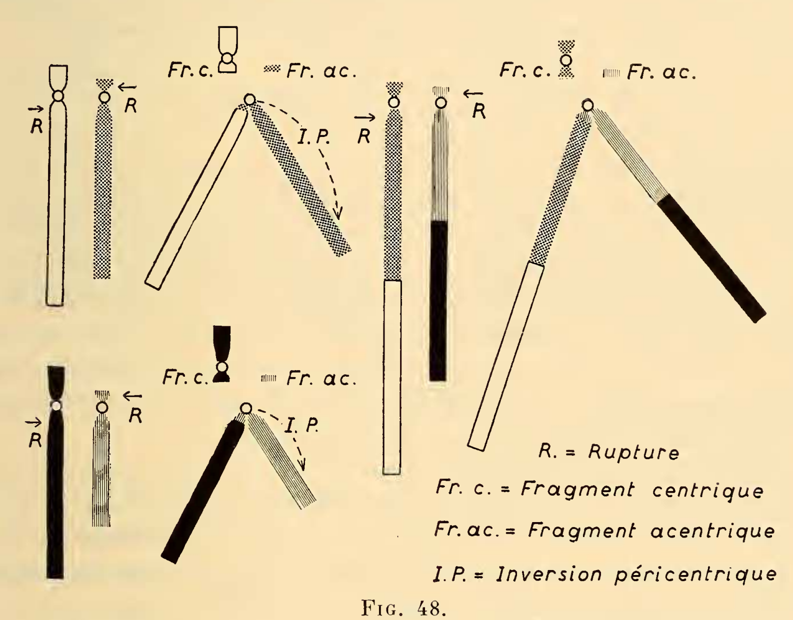


Fig. 48.

Hypothèse sur la dérivation de la formule chromosomique d'*Ellobius* ou de *Chilotus* à partir d'une formule primitive. Quatre chromosomes non-homologues donnent, par translocations réciproques, deux éléments métacentriques que des inversions péricentriques transforment en éléments acrocentriques s'unissant à nouveau par translocation mutuelle.

L'écart de 14 à 17 pourrait être attribué à la disparition de 39 fragments centriques, 3 seulement ayant persisté: le cas de *M. montanus* nous a effectivement montré une élimination massive de fragments dotés d'un centromère.

Quant à l'évolution des chromosomes sexuels, elle demeure mystérieuse; je pense qu'il est vain d'aborder ce sujet avant d'avoir la confirmation du schéma ♂ **X-O**, ♀ **X-X** pour *Chilotus* et la description complète de la méiose chez *Ellobius* où les deux sexes sont dotés de 17 chromosomes. Cependant, le professeur M. J. D. White *(in litteris)* m'a soumis une interprétation ingénieuse selon laquelle

les chromosomes sexuels seraient « attachés »: l'élément impair du mâle serait formé de l'**X** et de l'**Y**, celui de la femelle des deux **X**. Cette hypothèse étend donc aux hétérochromosomes les processus d'association mis en évidence ci-dessus et elle rend compte de la *sex-ratio* normale; elle a par contre le désavantage de postuler la persistance de l'**Y** et ne permet donc pas de dériver le type *Ellobius* du type *Chilotus* où un schéma **X-O**, **X-X** est très probable.

E. La phylogénie des Microtinae.

J'ai représenté dans la figure 49, et en ne tenant compte que des formes ayant été cytologiquement étudiées, la filiation des *Microtinae* telle qu'elle se déduit du travail de Hinton (1926). J'ai ajouté à cette reconstitution fondée sur les méthodes classiques de la morphologie l'ensemble des données cytologiques actuellement disponibles. Le rameau des *Lemmi* se distingue alors par un **N. F.** voisin de 48, les nombres 2**N** étant identiques *(Lemmus)* ou légèrement inférieur *(Dicrostonyx)*. Dans la figure 49, ces deux nombres sont indiqués par une fraction 2**N** / **N. F.**

Les trois genres primitifs des *Microti*, *Clethrionomys-Phenacomys-Dolomys*, présentent une remarquable uniformité chromosomique: 2**N** = 56. Le **N. F.** est de 58 chez *Phenacomys* où les hétérochromosomes sont en forme de **V**, de 56 chez *Clethrionomys* et *Dolomys*. *Eothenomys* ne diffère pas de *Clethrionomys*.

La dérivation des *Arvicola*, à partir des *Dolomys*, s'accompagne de nombreuses fusions centriques et par conséquent d'un abaissement du nombre 2**N** à 36 ou à 40, le **N. F.** augmentant par contre quelque peu (60 ou 62).

Des *Phenacomys*, les *Ondatra* ne se distinguent que par une légère réduction du nombre diploïde qui passe de 56 à 54, les *Pedomys* ayant exactement la même formule. Nous arrivons ainsi aux deux grands genres *Pitymys* et *Microtus*. Trois des espèces de *Pitymys* étudiées peuvent être disposées sur les branches d'un éventail robertsonien où, pour des nombres diploïdes de 48, 48, 54, nous trouvons des **N. F.** de 54, 54, 58. Par contre, *P. pinetorum* (américain) et *P. duodecimcostatus* (européen) franchissent la limite supérieure des valeurs modales avec la formule 62/62.

Chez 13 espèces de *Microtus*, le **N. F.** est compris entre 52 et 58, les nombres diploïdes allant de 30 à 56: la comparaison de ces

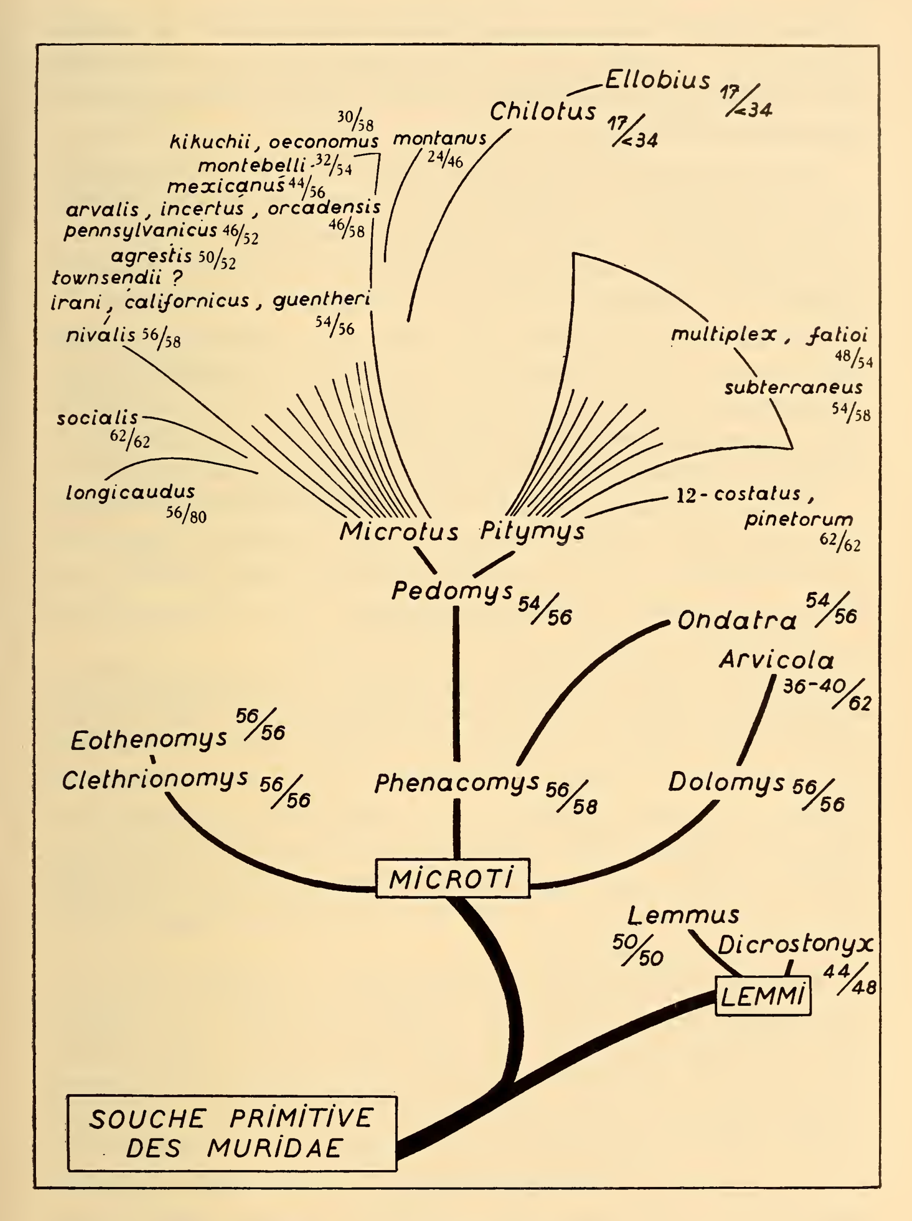


Fig. 49.

Ce schéma explicite la filiation des *Microtinae* selon les données de Hinton. Seuls, les espèces et les genres ayant fait l'objet d'études cytologiques sont portés sur ce tableau. Les fractions consécutives aux divers noms correspondent, le numérateur au nombre 2N, le dénominateur au nombre de bras **(N.F.)**.

chiffres atteste l'importance des fusions centriques. Il est remarquable que le nombre 2**N** = 56 n'apparaît qu'une seule fois, chez *M. nivalis* qui, de ce point de vue, est le plus primitif des *Microtus* (sous-genre *Chionomys*).

Chez *M. pennsylvanicus* (américain) et *M. agrestis* (européen), le **N. F.** est semblable et abaissé à 52. On sait que ces deux espèces ont été considérées comme « jumelles »; cependant, dès 1952, j'ai montré qu'elles sont séparées par des différences cytologiques considérables, la principale étant, chez *M. agrestis*, la présence de chromosomes sexuels géants. *M. socialis* est si étroitement voisin de *M. irani* que les systématiciens ne peuvent les distinguer à coup sûr (Matthey, 1956 *a*); *irani* est cependant logé dans le spectre des valeurs modales (54/56) dont *socialis* sort, exactement à la manière de *Pitymys pinetorum* et de *P. duodecimcostatus* (62/62).

Un cas particulier est celui de *M. longicaudus* (56/<80) qui unit à un nombre diploïde archaïque un **N. F.** très élevé, ce que nous avons expliqué, non par des fusions centriques, mais par des inversions péricentriques reportant le centromère vers la région médiane de chromosomes primitivement acrocentriques.

De l'autre côté de l'éventail robertsonien, le cas de *M. montanus* est également singulier: l'espèce est nettement caractérisée par des nombres diploïdes et fondamentaux très bas (24/46). A ne considérer que le critère cytologique, *M. montanus* serait à rapprocher des *Lemmi*; en tenant compte de la position que lui assignent les taxonomistes dans le genre *Microtus*, nous devons estimer que cette double réduction numérique est secondaire que nous avons expliquée par l'élimination de nombreux fragments centriques lors de la formation des grands **V**.

Enfin, les *Chilotus* sont cytologiquement si aberrants et d'autre part si évidemment placés sur la lignée qui conduit aux *Ellobius* que le rang générique que leur avait donné Baird semble absolument justifié. La parenté avec *Ellobius* est attestée, non seulement par des caractères numériques exceptionnels (17/<34), mais encore par des hétérochromosomes de type inusité chez les Euthériens et, enfin, du point de vue morphologique, par l'accentuation de la tendance à la vie souterraine: « *Chilotus*... is very closely related to *Microtus*, but it is somewhat modified for more fossorial habits » (Hinton, 1926). Cytologiquement, *Chilotus* est beaucoup plus près d'*Ellobius* que de n'importe quel *Microtus* et c'est maintenant entre

ceux-ci et celui-là qu'un « missing-link » chromosomique est à trouver.

Il n'est pas douteux que ces données cytologiques seraient compatibles avec d'autres reconstitutions phylétiques: certains auteurs estiment que *Pitymys* et *Microtus* ne forment qu'un seul genre et rien ne s'opposerait à ce que nous confondions les deux éventails robertsoniens en un seul. Les *Pedomys* peuvent être placés parmi les *Microtus* ou parmi les *Pitymys* où, chromosomiquement, ils s'incorporent aisément. Lors de leur découverte, les *Dolomys* ont été considérés comme des *Chionomys: C. (Microtus) nivalis* ayant exactement la formule de *D. bogdanovi*, cette assimilation ne saurait être combattue par des arguments d'ordre cytologique.

Par contre, la cytologie comparée ne saurait admettre un système qui ne tiendrait pas compte des points suivants, lesquels seront exposés sous forme de conclusions.

CONCLUSIONS

1. L'évolution des *Microti* s'est déroulée à partir de formes à 54 autosomes acrocentriques, le type d'attachement des hétérochromosomes étant variable. La formule primitive est donc 56/56 ou 56/58.

2. Les processus évolutifs ont abouti à des nombres diploïdes variables, le nombre de bras demeurant le plus souvent compris entre 52 et 58. L'importance prépondérante des fusions centriques apparaît donc nettement.

3. Peu d'espèces (3 sur 38) ont un **N. F.** supérieur à 58. Les processus de « fragmentation » sont donc rares. Deux de ces espèces sur trois sont de formule 62/62 et ne s'écartent donc que faiblement de la limite supérieure des valeurs modales (58). Par contre, la troisième *(M. longicaudus)* nous montre la formation de métacentriques par un processus qui doit être l'inversion péricentrique, moins fréquente encore que la « fragmentation ».

4. Symétriquement au cas de *M. longicaudus* qui ouvre la possibilité évolutive de *Microti* à nombres diploïdes et fondamentaux élevés, par dislocation robertsonienne des **V** d'origine péricentrique, le complexe *Chilotus-Ellobius* nous montre des formes

très aberrantes à nombres caractéristiques très bas (17/<34) et à détermination sexuelle particulière. L'étroite parenté des deux genres atteste l'origine chilotienne des *Ellobii* dont les rapports avec les *Microtinae* sont ainsi fixés.

5. La formation de chromosomes métacentriques s'est accomplie, chez les *Microti*, selon une direction parfaitement claire: **2I** → **1V**.

6. Le principe du changement homologue de White s'applique d'une manière très générale.

7. Le présent travail renferme la description des chromosomes de *Lemmus lemmus*, *Phenacomys ungava*, *Microtus mexicanus*, *Chilotus oregoni* et complète les données relatives à *Ellobius lutescens*: chez ce dernier, 2 **N** = 17 dans les deux sexes. Chez *Chilotus* la digamétie est probablement de type **X-O**, **X-X**.

BIBLIOGRAPHIE

Cross, J. C. 1931. *A comparative study of the chromosomes of rodents.* Journ. Morph., 52, 373-396.

Ellerman, J. R. 1940/41, 49. *The families and genera of living rodents.* Trust. Brit. Mus., London.

Ellerman, J. R. and T. C. S. Morrison-Scott, 1951. *Checklist of palaearctic and indian mammals.* Trust. Brit. Mus., London.

Hall, E. R. and E. L. Cockrum, 1953. *A synopsis of the north-american microtine rodents.* Univ. Kansas Publ., 5, 373-498.

Heim de Balsac, H. et R. Guislain, 1955. *Evolution et spéciation des campagnols du genre Arvicola en territoire français.* Mammalia, 19, 367-390.

Hinton, M. A. C. 1926. *Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct.* Trust. Brit. Mus., London.

Kretzoï, M. 1955. *Dolomys and Ondatra.* Act. Geol. Acad. Sc. Hungar., 3, 347-355.

Makino, S. 1949. *A chromosomal survey in some asiatic species of the Muridae, with special regard to the relationship of the chromosomes upon taxonomy.* Cytologia, 15, 153-160.

— 1950. *Studies on murine chromosomes.* VI. *Morphology of the sex—chromosomes in two species of Microtus.* Annot. Zool. Jap., 23, 63-68.

— 1953. *Chromosome numbers of some american rodents.* Science (Lancaster, Pa.), 118, 3073.

MATTHEY, R. 1947. *Quelques formules chromosomiales.* Sc. Genet., 3, 23-32.
— 1949. *Les chromosomes des Vertébrés.* Ed. Rouge, Lausanne.
— 1950. *Les chromosomes sexuels géants de Microtus agrestis* L. Cellule, 53, 161-184.
— 1951. *La formule chromosomique de Microtus orcadensis* Mill. R. S. Zool., 58, 201-213.
— 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae).* Chromosoma, 5, 113-138.
— 1953. *Les chromosomes des Muridae.* R. S. Zool., 60, 225-283.
— 1953 *a. La formule chromosomique et le problème de la détermination du sexe chez Ellobius lutescens Thomas.* Arch. J. Klaus Stift., 28, 65-73.
— 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae.* Caryologia, 6, 1-44.
— 1955. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae.* R. S. Zool., 62, 163-206.
— 1956. *Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs.* Chromosoma, 7, 670-692.
— 1956 *a. Cytologie chromosomique comparée et systématique des Muridae.* Mammalia, 20, 93-123.
— 1956 *b. Cytologie comparée des Muridae. L'origine des Ellobii.* Experientia, 12, 337.
MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the mammals of Western Europe.* Trust. Brit. Mus., London.
MULDAL, S. 1950. *A list of Vertebrates observed at Bayfordbury.* J. Innes Hort. Inst. Ann. Rep., 41, 39-41.
OGUMA, K. 1937. *Absence of the Y-chromosome in the vole Microtus montebelli Edw. with supplementary remarks on the sex-chromosomes of Evotomys and Apodemus.* Cytologia (Fujii jub. vol.), 796-808.
SIMPSON, G. G. 1945. *The principles of classification and a classification of mammals.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85, 1-350.
TATEISHI, S. 1937. *Chromosomes of Microtinae* (en japonais). Zool. Mag., 49, 1-2.
WHITE, M. J. D. 1945. *Animal cytology and evolution.* Cambridge.
ZIMMERMANN, K. 1955. *Die Gattung Arvicola Lac. im System der Microtinae.* Saugetierkundl. Mitt., 3, 110-112.